

PHOTOSYNTHÈSE APPARENTE ET INSTALLATION
CHEZ DEUX CYSTOSEIRES MÉDITERRANÉENNES :
CYSTOSEIRA STRICTA ET *CYSTOSEIRA CRINITA*
(PHÉOPHYCÉES, FUCALES);
EFFETS DE LA LUMIÈRE, DE LA TEMPÉRATURE
ET DE LA SALINITÉ¹

G. TREMBLIN* **, A. COUDRET*** et A. BAGHDADLI****

RÉSUMÉ. — Les échanges d'O₂ chez deux cystoseires (l'une de mode battu = *C. stricta* (Mont.) Sauv., l'autre de mode plus abrité = *C. crinita* (Desf.) Bory) sont étudiés en fonction de l'éclairement, et, de la salinité et de la température de l'eau de mer. Il est montré que chez *C. stricta* la photosynthèse nette est plus élevée que chez *C. crinita* quelle que soit l'énergie lumineuse reçue, et ce, en eau de mer naturelle et à la température ambiante du biotope.

Une légère sursalure (+10 g l⁻¹ de NaCl) stimule la photosynthèse nette de *C. crinita*, mais pas celle de *C. stricta*; une sursalure plus importante réduit au contraire les échanges d'O₂ photosynthétiques. Chez *C. stricta*, ce paramètre est toujours diminué, quelle que soit la valeur de la sursalure.

Une élévation de température stimule la photosynthèse nette chez *C. crinita*, mais pas chez *C. stricta*.

Ces résultats sont discutés en fonction de l'implantation écologique des deux espèces étudiées.

ABSTRACT. — Oxygen exchanges in two *Cystoseira* species (one living in exposed area, the other in more protected area) are studied in relation to illumination, and, sea water temperature and salinity. In *C. stricta*, it is observed that net photosynthesis is higher than in *C. crinita* for any light intensity levels, with natural sea water and biotope ambient temperature.

A slight increase in salinity (10 g l⁻¹), stimulates the net photosynthesis in *C. crinita* but not in *C. stricta*; on the contrary, a high increasing of salinity level reduced oxygen exchanges. In *C. stricta*, this parameter is always reduced whatever the degree of over-salinity level.

1. Communication présentée au Colloque de la Société Phycologique de France à Caen (25-27 avril 1986), en hommage à Madame le Professeur P. GAYRAL.

* Institut des Sciences de la Nature, Université d'Oran, Es-Senia, Algérie. ** Laboratoire de Biologie et Physiologie Végétales, Université du Maine, route de Laval, 72000 Le Mans, France.

*** Laboratoire de Physiologie Végétale, 4 rue Ledru, 63000 Clermont-Ferrand, France.

**** Institut de Biologie, BP. 358, Imama-Centre, Tlemcen, Algérie.

An increase in temperature stimulates the net photosynthesis in *C. crinita* but not in *C. stricta*.

These results are discussed in relation to the ecological habitat of the two species studied.

MOTS CLÉS : *Cystoseira*, photosynthèse, éclaircissement, température, salinité.

INTRODUCTION

Les grandes algues côtières représentent une faible partie de la production végétale marine, mais leur biomasse est aisément accessible à l'homme et présente un intérêt économique certain (goémon, alginate, etc...). Sur le littoral méditerranéen et plus particulièrement algérien, les cystoseires constituent une part importante de la biomasse marine récoltable, et sont très riches en alginate (25 à 35 % de leur poids sec, PELLEGRINI, 1970). En vue d'une éventuelle utilisation à de telles fins et d'une sélection pour d'éventuelles cultures, ce travail a été entrepris sur deux espèces de surface afin de préciser les caractéristiques de leurs possibilités fonctionnelles et les conditions optimales de leur productivité.

Les principaux facteurs du milieu recensés par GIACCONE et BRUNI (1973) et par GROS (1978), et qui règlent la distribution des cystoseires en Méditerranée, sont la lumière, la température, la salinité, l'hydrodynamisme et la qualité du substrat. Les effets conjoints de l'éclaircissement, de la température et du sel sur les échanges gazeux photosynthétiques de deux espèces colonisant un même substrat rocheux (gréseux) sont étudiés dans ce travail; l'une *Cystoseira stricta* (Mont.) Sauv. est soumise, du fait de son installation juste en-dessous du niveau moyen, et en des lieux largement ouverts à la pleine mer, à un hydrodynamisme important (mode fortement battu, BELLAN-SANTINI, 1963); l'autre *Cystoseira crinita* (Desf.) Bory s'installe au fond de dépressions du platier gréseux alimentées seulement par les plus grosses vagues, de ce fait, elle se situe en milieu relativement plus abrité.

Cette diversité d'installation fait que *C. stricta* se développe dans un milieu très éclairé et très agité, où la salinité et la température sont bien stables; au contraire, en ce qui concerne *C. crinita*, lors des variations du niveau marin ou par mer calme, le renouvellement de l'eau des cuvettes est réduit, et la température et la salinité peuvent atteindre des valeurs élevées voire extrêmes (GROS, 1978).

Chez les végétaux aériens, l'estimation de l'activité photosynthétique se fait en mesurant en continu les échanges gazeux (notamment le CO_2); chez les algues, du fait de leur immersion, l'étude et la mesure de la photosynthèse sont le plus souvent basées sur le suivi en continu des échanges d' O_2 (KING et SCHRAMM, 1976; BURRIS, 1977; DROOMGOLE, 1978; PRAHL, 1979; KIRST, 1981; BRECHIGNAC et al., 1983; COUDRET et JUPIN, 1985; GATTUSO et JAUBERT, 1985) à l'aide d'une électrode spécifique.

C'est cette technique qui a été retenue, afin de relier la situation écologique de chaque algue à ses aptitudes photosynthétiques.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Matériel végétal

Deux espèces de cystoseires de l'étage infralittoral supérieur des côtes d'Algérie ont été récoltées; la première, *C. stricta*, forme une ceinture continue sur les rochers battus et bien éclairés où elle remplace *C. mediterranea* Sauvageau des côtes françaises (FELDMANN-MAZOYER, 1941); la seconde, *C. crinita*, beaucoup moins fréquente que la précédente, tapisse le fond de mares peu profondes (20 à 30 cm) plus ou moins protégées du balancement des vagues.

Les thalles, prélevés sur la côte Oranaise (Kristel), sont nettoyés avec soin et débarrassés de leurs épiphytes, puis ramenés au laboratoire et immergés dans un aquarium (100 litres d'eau de mer naturelle filtrée et continuellement aérée) placé dans une salle thermo-régulée (température de 15° à 18°C au niveau des algues), et soumis à une photopériode de 16/24 h : 160 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ P.A.R. (LICOR QUANTA meter). Ils sont ainsi préconditionnés durant au moins une semaine avant les mesures.

Protocole expérimental

Lors de chaque expérimentation, un morceau de thalle est prélevé dans la partie terminale (extrémités en croissance végétative) des rameaux primaires de l'année (axe I, GROS, 1978), puis placé dans une cellule de mesure thermorégulée et entièrement remplie d'eau de mer naturelle filtrée, afin que les échanges avec l'atmosphère soient pratiquement nuls. Il a été vérifié que pour les temps d'incubation et de mesure utilisés ici (30 mn) aucune réaction de confinement n'apparaissait lorsque le rapport eau de mer/algues (v/p) n'est pas inférieur à 60; par ailleurs, la sensibilité de l'électrode ne permet pas de mesures reproductibles pour un rapport eau de mer / algues supérieur à 150. Ainsi, la quantité de matériel végétal utilisé ici (poids frais voisin de 2 g) tient compte de ces observations.

L'eau de mer remplissant l'enceinte est agitée en permanence pendant toute la durée de la mesure et un dispositif de siphonnage permet son renouvellement. Afin d'éviter toute saturation en oxygène et afin d'éliminer l'influence d'une teneur initiale en O_2 trop élevée sur la réponse photosynthétique de l'échantillon étudié (LITTLER, 1979), l'eau de mer, après filtration, est laissée au repos pendant au moins 24 heures avant son utilisation. De cette façon, sa concentration en oxygène tombe à environ 75 % de la valeur de saturation. Les échanges d'oxygène sont mesurés à l'aide d'un oxymètre (Schott Gerate 867) relié à un enregistreur et une sonde permet de contrôler en permanence la thermostatisation du montage expérimental. Les énergies lumineuses incidentes utilisées (lampes incandescentes et fluorescentes MIXOPAL 600 W) sont comprises entre 0 et 800 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Lors de chaque mesure, après 10 minutes de préconditionnement sous l'éclairement sélectionné, le dégagement gazeux est suivi jusqu'à l'obtention d'une réponse linéaire exploitable de l'électrode (15 à 20 mn). Lorsque la mesure est terminée, le milieu est renouvelé et une nouvelle intensité lumineuse est appliquée. Après une série de mesures, l'échantillon est séché, pesé (poids de matière fraîche) et mis à l'étuve jusqu'à poids constant (poids de matière sèche).

L'activité photosynthétique (photosynthèse nette) est à partir de la pente de la courbe enregistrée et exprimée en $\mu\text{moles d'O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ de matière sèche; les valeurs moyennes données (pour lesquelles l'intervalle de confiance pour un degré de sécurité de 95 % est calculé) résultent d'au moins trois répétitions. La respiration obscure est mesurée et exprimée de la même façon après extinction des lampes et obscurcissement de la cellule de mesure.

Des mesures sont effectuées à 25 et 35°C; pour 15°C, il a été utilisé de l'eau de mer additionnée de 0, 10, 20 ou 30 g de NaCl l⁻¹.

Enfin, il a été vérifié que l'évolution journalière de la photosynthèse mise en évidence chez les grandes algues par RAMUS et ROSENBERG (1980) *in situ* et retrouvée dans les conditions contrôlées de l'entretien en laboratoire par OOHUSA (1980) sur *Porphyra* C. Agardh et confirmée par LEVAVASSEUR et GIRAUD (1982) chez *Ulva* L. n'existe pas ici. Cette stabilité peut s'expliquer par le faible niveau d'énergie lumineuse incidente fourni aux algues lors de leur préconditionnement ($160 \mu\text{moles m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

Pour se situer dans des conditions expérimentales standard, les thalles utilisés ont toujours été prélevés 2 heures après le début de la phase lumineuse.

RÉSULTATS

1) Photosynthèse et respiration

La température moyenne de la mer pendant la période de croissance active des cystoseires étudiées ici est voisine de 15°C. Cette température a donc été choisie comme température standard dans nos essais (ainsi que le font : LEVAVASSEUR et GIRAUD, 1982; BRECHIGNAC et al., 1983; COUDRET et JUPIN, 1985, etc.). Dans ces conditions de température, il ressort de la figure 1 que chez *C. stricta* comme chez *C. crinita*, (mais alors à un moindre degré), le rejet d'oxygène augmente de façon hyperbolique jusqu'à un éclaircissement voisin de $300 \mu\text{moles m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; au delà, le dégagement gazeux augmente en corrélation avec l'intensité lumineuse chez la première espèce, alors qu'il se stabilise chez la seconde. Pour *C. crinita*, au-dessus de $300 \mu\text{moles m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, l'analyse de variance sur les valeurs mesurées montre que les différences observées ne sont pas significatives (coefficient de sécurité de 95 %), le dégagement gazeux se maintenant à une valeur moyenne de $300 \mu\text{moles d'O}_2 \text{ gMs}^{-1} \text{ h}^{-1}$.

Dans ces conditions standard, la respiration obscure n'est pas significativement différente chez les deux espèces.

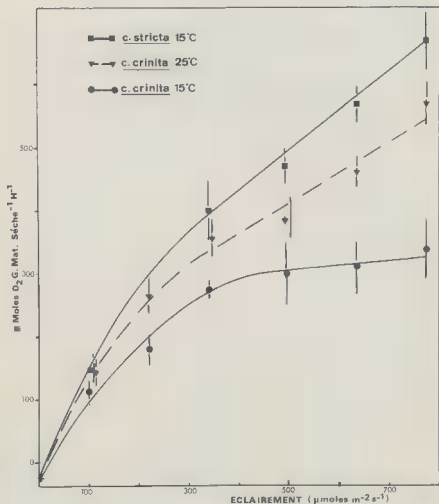


Fig. 1 — Action de l'énergie lumineuse incidente et de la température sur les échanges d'oxygène de *C. stricta* et *C. crinita*. Figurent les intervalles de confiance pour un degré de sécurité de 95 %.

2) action de la température

Chez *C. crinita* une augmentation de température de 10°C par rapport aux conditions standard préalablement définies (figure 1), se traduit par une disparition du plateau de saturation lumineuse précédemment observé à 15°C au pro-

fit d'une augmentation du rejet d'oxygène, ce dernier étant toujours supérieur à ce qu'il est à 15°C. Chez *C. stricta*, les dégagements d'oxygène mesurés à 25°C ne sont pas significativement différents de ceux mesurés à 15°C; ces résultats ne font donc pas l'objet d'une figure. Pour des températures plus élevées (35°C), le rejet d'oxygène cesse très rapidement (en moins d'une heure) rendant les mesures impossibles.

Chez les deux espèces, la respiration obscure est stimulée par la température; elle augmente respectivement de moitié pour *C. crinita* et double pour *C. stricta*.

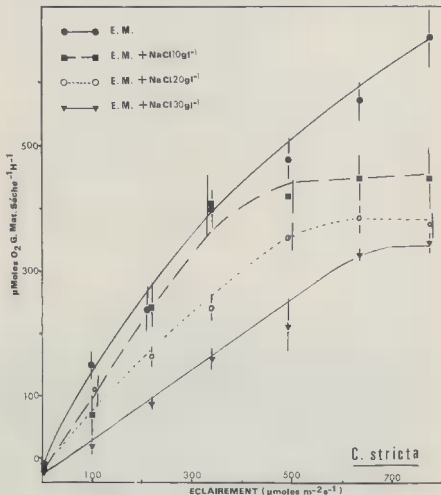


Fig. 2 — Action de l'énergie lumineuse incidente et de la salinité (E.M. = eau de mer) sur les échanges d'oxygène de *C. stricta*. Figurent les intervalles de confiance pour un degré de sécurité de 95 %.

3) Action de la salinité

Chez *C. stricta* (fig. 2), l'addition de quantités croissantes de chlorure de sodium (10, 20 et 30 g l⁻¹) à l'eau de mer réduit le rejet d'oxygène; toutefois, en présence d'un supplément de 10 g l⁻¹ de NaCl le dégagement gazeux n'est pas significativement différent de celui observé en présence d'eau de mer seule, du moins lorsque l'intensité lumineuse ne dépasse pas 400 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$; au delà, il se stabilise à un palier (voisin de 440 $\mu\text{moles d'O}_2 \text{ gMs}^{-1} \text{ h}^{-1}$). Pour des salinités plus élevées, la phase hyperbolique disparaît au profit d'une évolution linéaire de la photosynthèse nette qui s'infléchit (palier de saturation lumineuse) alors à des niveaux moindres (respectivement 380 et 340 $\mu\text{moles gMs}^{-1} \text{ h}^{-1}$) pour des éclairagements supérieurs à 500 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

La respiration obscure est, si on la compare à celle mesurée en présence d'eau de mer seule, réduite sensiblement de la même façon (environ 30 %) pour les trois traitements.

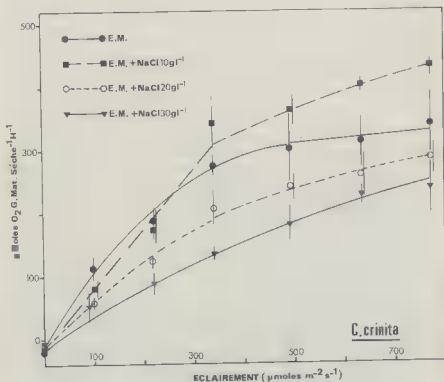


Fig. 3 — Action de l'énergie lumineuse incidente et de la salinité (E.M. = eau de mer) sur les échanges d'oxygène de *C. crinita*. Figurent les intervalles de confiance pour un degré de sécurité de 95 %.

Chez *C. crinita* (Fig. 3) une addition de NaCl à l'eau de mer fait disparaître, du moins dans le domaine des éclaircements testés et pour tous les traitements, le plateau de saturation lumineuse précédemment observé. Pour de l'eau de mer additionnée de 10 g l⁻¹ de NaCl, la courbe obtenue montre une nette intensification des échanges gazeux photosynthétiques (+ 25 % sous le plus fort éclaircissement). En présence de concentrations encore plus élevées en sel (addition de 20 ou 30 g l⁻¹ de NaCl), le dégagement gazeux est par contre réduit (respectivement de 67 et 55 % du maximum obtenu pour le premier traitement) et un plateau de saturation lumineuse s'amorce à partir de 635 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Chez cette espèce enfin la respiration obscure est d'autant plus réduite que la teneur en NaCl du milieu de mesure est plus élevée, pour tomber à 40 % de la valeur maximale (obtenue avec de l'eau de mer seule) à la plus forte salinité.

INTERPRÉTATIONS ET CONCLUSIONS

Pour la gamme d'éclaircements utilisés, il n'apparaît pas à l'encontre de ce que l'on observe chez d'autres algues (KING et SCHRAMM, 1976; GATTUSO et JAUBERT, 1985) de photoinhibition du rejet d'oxygène; ceci rejoint les observations de COUDRET et JUPIN (1985) chez *Cystoseira elegans* Sauvageau. A 15°C, les exigences en énergie lumineuse des deux espèces sont différentes : seule *C. crinita* présente très rapidement un plateau de saturation lumineuse, phénomène déjà observé chez de nombreuses algues benthiques (KING et SCHRAMM, 1976) et en particulier chez *Griffithsia monilis* Harvey, (KIRST, 1981) et chez *Caulerpa racemosa* (Forssk.) J. Ag. (GATTUSO et JAUBERT, 1985).

Comme chez *Caulerpa racemosa* (GATTUSO et JAUBERT, 1985) une légère augmentation de température a un effet stimulant sur la photosynthèse nette de *C. crinita*, du moins à partir d'un certain niveau d'éclaircissement; l'application d'une température plus élevée inhibe rapidement la photosynthèse apparente quelque soit l'éclaircissement reçu chez les deux espèces (résultats non publiés). Compte tenu des variations annuelles de température de la Méditerranée au niveau de l'étage infra-littoral supérieur (de 14,1°C pour le mois le plus froid à 26,5°C pour le mois le plus chaud, GIACCONE et BRUNI, 1973), le facteur température ne doit pas être limitant de l'activité photosynthétique de ces espèces hormis dans la situation particulière des cuvettes à *C. crinita* (GROS, 1978).

Une sursalure modérée (+ 10 g l⁻¹) stimule la photosynthèse nette de *C. crinita* mais pas de *C. stricta*, tandis qu'une sursalure plus importante (20 ou 30 g l⁻¹) entraîne toujours une chute de photosynthèse nette pour les deux espèces. Un comportement similaire (réponse photosynthétique positive à une légère sursalure) a déjà été noté chez *Fucus virsoides* Don., (ZAVODNIK, 1975), bien que l'aspect limitant d'une sursalure sur la photosynthèse nette soit plus fréquemment observé (ZAVODNIK, 1975; KIRST, 1981).

En conditions standard (15°C, température de l'eau de la mer au démarrage de la phase de croissance végétative des algues étudiées), la photosynthèse nette

de *C. stricta* est toujours supérieure à celle de *C. crinita*. Dans le cadre d'une compétition dans la formation de biomasse par ces deux espèces, la capacité à photosynthétiser donc la productivité (GAUDILLERE, 1979) est plus importante chez la première espèce. Par rapport aux deux facteurs étudiés (température et salinité), l'explication suivante, entre autres hypothèses, peut être proposée quant à l'installation de ces algues. Dans les cuvettes abritées, au cours de la journée, il y a échauffement de l'eau retenue donc évaporation et sursalure; d'après nos résultats, en condition de légère sursalure (10 g l^{-1}), la photosynthèse nette de *C. crinita* est intensifiée, tandis que celle de *C. stricta* est déprimée, aussi présentent-elles alors des valeurs non significativement différentes; on pourrait penser que dans de telles conditions les deux espèces disposent des mêmes capacités de développement, mais par ailleurs, une élévation de température intensifie la photosynthèse nette chez *C. crinita* et est sans effet sur celle de *C. stricta*. Il en résulte que grâce à l'action conjuguée d'une élévation de température et d'une légère sursalure, le niveau de photosynthèse apparente de *C. crinita* est supérieur à celui de *C. stricta*. Tout ceci peut permettre d'expliquer les installations préférentielles de ces deux espèces.

REMERCIEMENTS. — Ce travail a été exécuté dans le cadre d'un accord-programme franco-algérien (Décision n° 86 MES 26) de coopération interuniversitaire; nous remercions Mr. CHADLI RABAH pour sa collaboration technique.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BELLAN-SANTINI D., 1963 — Étude quantitative du peuplement à *Cystoseira stricta* (Mont.) Sauv. *Rapp. P. V. Réun. Commiss. Int. Explor. Sci. Mer Médit.* 17 : 133-138.
- BRECHIGNAC F., ANDRÉ M., DAGUENET A. et MASSIMINO D., 1983 — Mesure en continu des échanges de O_2 et CO_2 d'un végétal aquatique. *Physiol. Vég.* 21 (4) : 665-676.
- BURRIS J.E., 1977 — Photosynthesis, photorespiration, and dark respiration in eight species of algae. *Mar. Biol.* 39 : 371-379.
- COUDRET A. et JUPIN H., 1985 — Action de l'énergie lumineuse sur le métabolisme de *Cystoseira elegans* Sauvageau. *Compt. Rend. Hebd. Acad. Sci. Sér. III*, 301 (19) : 827-832.
- DROMGOOLE F.J., 1978 — The effects of oxygen on dark respiration and apparent photosynthesis of marine macro-algae. *Aquatic Bot.* 4 : 281-297.
- FELDMANN-MAZOYER G., 1941 — Écologie et répartition géographique des Céramiacées méditerranéennes. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du N.* 32 (1-4) : 62-78.
- GATTUSO J.P. et JAUBERT J., 1985 — Photosynthesis and respiration of *Caulerpa racemosa* (Chlorophyceae, Caulerpaceae) grown in aquaria : effects of light and temperature. *Bot. Mar.* 28 : 327-332.
- GAUDILLIERE J.P., 1979 — Variabilité du rendement quantique de la photosynthèse des plantes supérieures. Recherche des facteurs limitants. Thèse Doctorat d'État, Orsay, 205 p.

- GIACCONE G. et BRUNIA., 1973 — Le cistoseire e la vegetazione sommersa del mediterranea. *Atti Ist. Veneto Sci.* 81 : 59-103.
- GROS C., 1978 — *Le genre Cystoseira sur la côte des Albères : répartition, écologie, morphogénèse*. Thèse Doctorat 3e Cycle, Université Pierre-et-Marie Curie, Paris, 115 p.
- KING R.J. et SCHRAMM W., 1976 — Photosynthetic rates of benthic marine algae in relation to light intensity and seasonal variations. *Mar. Biol.* 37 : 215-222.
- KIRST G.O., 1981 — Photosynthesis and respiration of *Griffithsia monilis* (Rhodophyceae): Effects of light, salinity and oxygen. *Pflanzl.* 151 : 281-288.
- LEVAVASSEUR G. et GIRAUD G., 1982 — Modification de la photosynthèse nette d'une Ulve de Roscoff en fonction de la durée de l'éclairement. *Physiol. Vég.* 20 (2) : 143-154.
- LITTLER M.M., 1979 — The effects of bottle volume, thallus weight, oxygen saturation levels, and water movement on apparent photosynthetic rates in marine algae. *Aquatic Bot.* 7 : 21-34.
- OOHUSA T., 1980 — Diurnal rhythm in the rates of cell division, growth and photosynthesis of *Porphyra yezoensis* (Rhodophyceae) cultured in the laboratory. *Bot. Mar.* 23 : 1-5.
- PELLEGRINI L., 1970 — *Contribution à l'étude des glucides de quelques espèces méditerranéennes du genre Cystoseira Agardh. Phéophycées*. Thèse Doctorat 3e Cycle, Marseille-Luminy, 303 p.
- PRAHL C., 1979 — Photosynthesis and respiration of some littoral marine algae from Greenland. *Phycologia* 18 (2) : 166-168.
- RAMUS J. et ROSENBERG G., 1980 — Diurnal photosynthetic performance of sea weeds measured under natural conditions. *Mar. Biol.* 56 (1) : 21-28.
- ZAVODNIK N., 1975 — Effects of temperature and salinity variations on photosynthesis of some littoral seaweeds of the North Adriatic sea. *Bot. Mar.* 18 : 245-250.